Influence des facteurs environnementaux sur la structure des peuplements ichtyologiques de l'île de La Réunion (Sud-Ouest de l'océan Indien)

par

Mathieu PINAULT* (1, 2), Pascale CHABANET (3, 4), Nicolas LOISEAU (3), Patrick DURVILLE (5), René GALZIN (2, 4) & Jean-Pascal QUOD (6)



Received: 2 Apr. 2012
Accepted: 14 Mar. 2013
Editor: O. Otero

Résumé. – Ce travail, réalisé sur des habitats récifaux et non récifaux de l'île de La Réunion, constitue la première étude sur la structure de l'ichtyofaune côtière à l'échelle de l'île. Il comprend la caractérisation des peuplements, l'identification des patrons spatiaux de distribution des taxons et l'analyse des interactions entre les variables ichtyologiques et environnementales. L'échantillonnage a été réalisé par recensement visuel sur vingt secteurs répartis autour de l'île. Soixante-quatre familles et 406 espèces ont été recensées. À chaque espèce ont été attribués un régime alimentaire, une stratégie démographique, une aire de répartition et un ou plusieurs habitats de prédilection. Quatre faciès ichtyologiques sont différenciés géographiquement et conditionnés par les variables environnementales (rugosité du substrat, énergie de la houle, vitesse du courant, turbidité). Le faciès Nord est riche en espèces planctonophages, non récifales, à distribution circumtropicale et à fécondité restreinte, investissant dans la survie des jeunes. Le faciès Sud possède de forts pourcentages d'espèces herbivores et brouteuses d'invertébrés sessiles, inféodées aux récifs coralliens, à forte fécondité et à faible chance de survie jusqu'à la maturité sexuelle. Le faciès Est se compose d'une part élevée d'espèces à distribution Sud-Ouest de l'océan Indien tandis que le faciès Ouest ne présente pas de spécificité ichtyologique en relation avec les variables environnementales analysées.

Key words

Fish communities
Réunion Island
Spatial pattern
Rapid assessment
Non-reef habitats

Abstract. – Influence of environmental factors on the structure of coastal fish communities of Réunion Island (South-western Indian Ocean).

This work, conducted on both reef and non-reef habitats of Réunion Island, represents the first study on the coastal ichthyofauna structure at the scale of the whole island. It aims at (1) describing and analyzing the dominant characteristics of fish communities, (2) identifying the main spatial patterns in the fish distribution, and then (3) interpreting the interactions between fish communities and environmental variables. Sampling was implemented using Underwater Visual Censuses (UVC) on twenty sectors distributed all along the island coastline. Sixty-four families and 406 species were recorded. For each species identified, diet, demographic strategy, geographical distribution and associated reef or non-reef habitats were attributed. Four ichthyological clusters, characterized by their environmental variables (substrate rugosity, energy of swell, current velocity, turbidity), were identified according to their geographical location. The northern cluster was rich in planktivorous and non-reef habitat species, with a circumtropical distribution and relatively low fecundity, focusing their reproductive strategy on juvenile survival. The southern one was rich in herbivorous fish and browsers of sessile invertebrates, coral reef habitat species with high fecundity and low juvenile survival. The eastern cluster was composed of high proportion of south-western Indian Ocean species whereas the western one presented no ichthyological characteristic linked to any of the analysed environment variables. The comparison between reef and non-reef fish communities showed that there was a high affinity between coral reef dependent species and environmental variables such as high rugosity and coral cover, also found outside the reef areas. Although this study was limited to the outer slopes of fringing reefs, the distinction between reef and non-reef communities could be mitigated by the small area, fragmentation and degradation of coral health in Réunion Island, which promote the development of opportunistic and ubiquitous species at the expense of the characteristic species of coral reefs.

Les exigences écologiques des espèces de poissons marins tropicaux ont été largement étudiées au cours des 50 dernières années. Des études ont notamment porté sur la structure des peuplements et sur les interactions entre peuplements ichtyologiques et certaines variables environnementales, comme la rugosité du substrat (e.g. Chabanet *et*

(1) Pareto Ecoconsult, Agence de La Réunion, 16 rue Albert Lougnon, Village Entreprises, 97490 Sainte-Clotilde, La Réunion. [mathieu.pinault@paretoec.fr]
(2) USR 3278 CNRS-EPHE, CRIOBE & CBETM, EPHE, Université de Perpignan, 66860 Perpignan cedex, France. [galzin@univ-perp.fr]
(3) IRD Réunion, BP 50 172, 97492 Sainte-Clotilde, La Réunion. [pascale.chabanet@ird.fr] [nicolas_loiseau@hotmail.fr]
(4) Laboratoire d'Excellence Corail, France.
(5) Aquarium de la Réunion, Port de plaisance, 97434 Saint-Gilles les Bains, La Réunion. [aquarium.reunion@wanadoo.fr]
(6) ARVAM – Agence pour la recherche et la valorisation marines), Cyroi, La Technopole, 2 rue Maxime Rivière, 97490 Sainte-Clotilde, La Réunion. [jpascal.quod@arvam.com]
* Corresponding author [mathieu.pinault@paretoec.fr]

al., 1997 ; Gratwicke et Speight, 2005), son taux de recouvrement par les différents organismes benthiques (e.g. Bell et Galzin, 1984 ; Chabanet et Faure, 1994), la turbidité des eaux (e.g. Ryer et Olla, 1999 ; De Robertis *et al.*, 2003), l'hydrodynamisme (e.g. Lara et Gonzalez, 1998 ; Floeter *et al.*, 2007) ou le pourcentage de substrats meubles (e.g. Khalaf et Kochzius, 2002 ; Travers *et al.*, 2010). En revanche, aucun modèle déterministe, contribuant à expliquer la structure des peuplements par un ensemble de variables environnementales, n'a été réalisé à l'échelle d'une île océanique intégrant des habitats côtiers récifaux et non récifaux. Cette absence de référence repose notamment sur (1) la focalisation des études sur les récifs coralliens, considérés comme hébergeant la plus forte biodiversité en milieu tropical (Sale, 1993), et (2) les difficultés de standardisation des méthodes d'échantillonnage aux spécificités géomorphologiques, océaniques et écologiques des différents habitats étudiés (Gratwicke et Speight, 2005).

Ainsi, si les peuplements ichtyologiques des zones récifales de l'île de La Réunion ont été amplement documentés (e.g. Letourneur et Chabanet, 1993 ; Chabanet et Letourneur, 1995 ; Durville *et al.*, 2002), les secteurs non récifaux ont été très peu étudiés (Letourneur, 1998 ; Tessier *et al.*, 2005). Le but du présent travail est triple. Il s'agit, à l'échelle de l'île, (1) d'approfondir les connaissances sur l'ichtyofaune des écosystèmes marins côtiers, principalement non récifaux, (2) d'estimer l'influence relative des variables environnementales sur la structure de l'ichtyofaune et (3) de définir un patron spatial des variables environnementales et ichtyologiques analysées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

Située à 21,0°N et 55,4°E, à 800 km à l'est de Madagascar, l'île de la Réunion est une île de l'archipel des Mascareignes, avec les îles Maurice et Rodrigues (Fig. 1). D'origine entièrement volcanique, ces trois îles océaniques récentes (entre 1,5 et 8 millions d'années pour la plus ancienne) ont subi divers remaniements au gré des phases éruptives successives. La Réunion se compose de deux volcans, le Piton des Neiges et le Piton de la Fournaise : le premier s'est éteint il y a environ 70 000 ans tandis que le second est encore en

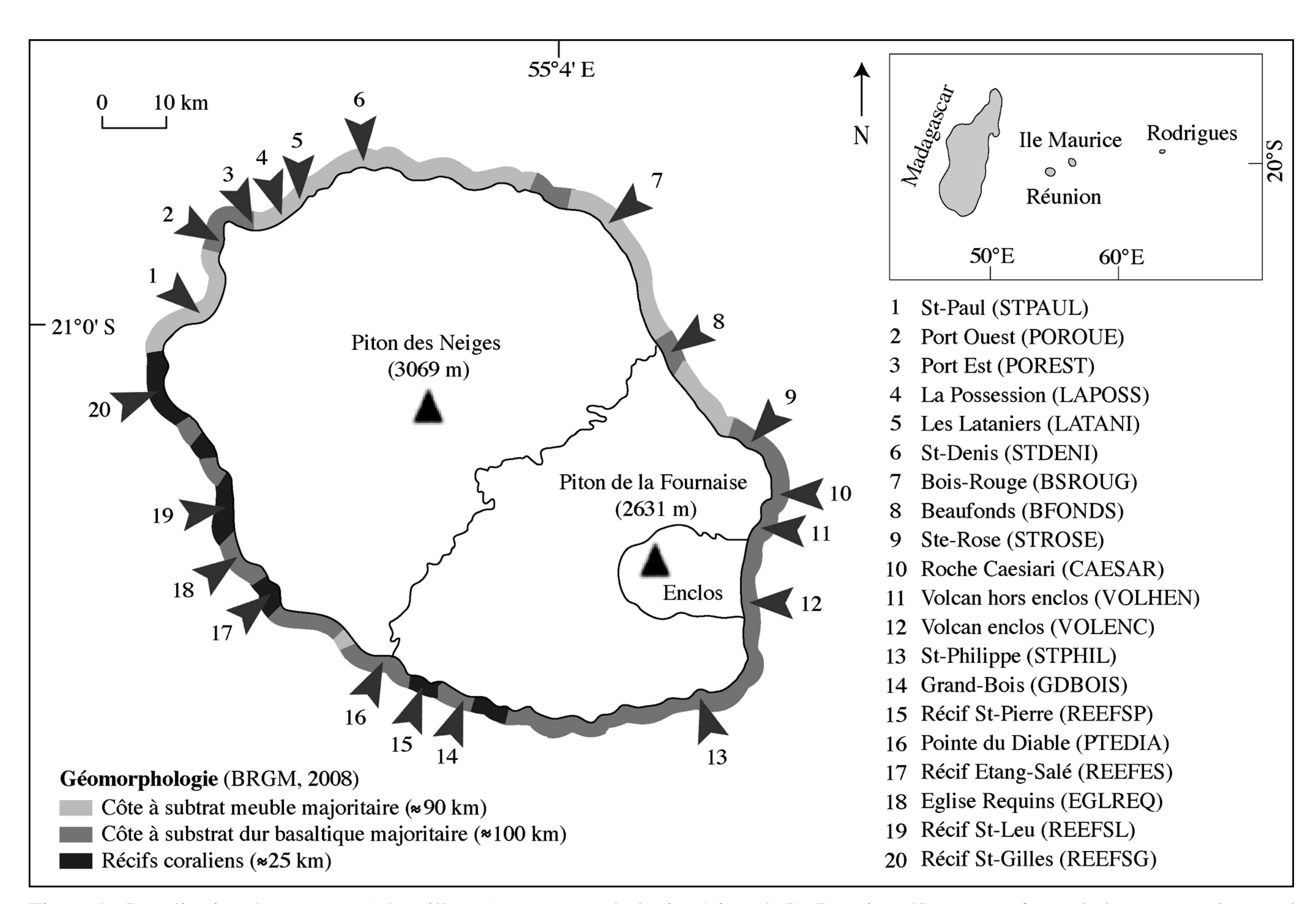


Figure 1 - Localisation des secteurs échantillonnés et géomorphologie côtière de La Réunion. *[Location of sampled sectors and coastal geomorphology of Réunion Island.]*

Tableau I. - Habitats récifaux de pente externe et habitats non récifaux échantillonnés au cours de l'étude. La correspondance des noms des secteurs est donnée sur la Fig. 1. *[Coral reef outer slope and non-reef habitats surveyed. Correspondence with sector names is available on Fig. 1.]*

	STPAUL	POROUE	POREST	LAPOSS	LATANI	STDENI	BSROUG	BFONDS	STROSE	CAESAR	VOLHEN	VOLENC	STPHIL	GDBOIS	REEFSP	PTDIAB	REEFES	EGLREQ	REEFSL	REEFSG	TOTAL
Espace infralittoral non récifal																					
Vases d'estuaire		X				X															2
Sédiments sablo-vaseux de plaines profondes	X		X				X	X													4
Sables sans végétation dressée	X			X	X	X	X	X	X							X					8
Sables à végétation dressée											X										1
Galets littoraux (0 à –10 m)	X	X		X		X	X	X	X							X					8
Galets sublittoraux (–10 à –20 m)		X		X					X							X					4
Galets profonds (au-delà de –20 m)		X	X				X														3
Falaises et tombants sous-marins			X					X	X	X	X	X	X	X				X			9
Grottes sous-marines									X		X			X				X			4
Affleurement basaltique à peuplements benthiques épars	X		X		X	X		X													5
Affleurement basaltique à peuplements benthiques denses					X																1
Dalle basaltique continue à peuplements benthiques épars									X	X	X		X	X		X		X			7
Dalle basaltique continue à peuplements benthiques denses									X	X			X	X							4
Lahar (coulées agglomérées à débris de roches volcaniques)		X																			1
Coulée volcanique récente												X									1
Espace infralittoral récifal de pente externe																					
Falaise, tombant															X		X				2
Éperons et sillons, contreforts et vallons à coraux denses															X				X		2
Éperons et sillons, contreforts et vallons à coraux épars															X		X		X	X	4
Glacis inférieurs																			X	X	2

activité (Chevallier et Vatin-Perignon, 1982). L'île de la Réunion est d'ailleurs l'un des rares sites au monde, avec l'île d'Hawaï, où l'activité volcanique est aussi fréquente (27 éruptions entre 1998 et 2007 et une moyenne sur un siècle d'une phase éruptive tous les 9 mois) et où les coulées de lave, se déversent souvent dans l'océan (Staudacher, 2009). Son littoral se caractérise par un plateau insulaire très étroit et des pentes abruptes. Sur la côte Ouest-Sud-Ouest, très urbanisée, des récifs coralliens de type frangeant se développent de manière discontinue sur 25 km [environ 12% du linéaire côtier (Tessier *et al*., 2008)]. La partie Nord, relativement soustraite aux effets des alizés, connaît également une forte démographie. Elle reçoit la majorité des embouchures des 13 rivières pérennes et se caractérise par des eaux littorales plus turbides et un fort taux de sédiments meubles. La partie Sud-Est de l'île, profondément marquée par l'activité volcanique récente et actuelle du Piton de la Fournaise, est en revanche très peu urbanisée.

Techniques d'échantillonnage

Un total de 20 secteurs, incluant 16 non récifaux et 4 récifaux, distribués sur le pourtour de l'île, a été échantillonné entre octobre 2007 et novembre 2011 (Fig. 1). Sur chaque secteur, quatre radiales perpendiculaires au rivage (relevés) ont été réalisées entre 5 m et 30 m de profondeur. L'effort d'échantillonnage fourni par relevé a été estimé à 30 min et 600 m^2. Afin de permettre une correspondance entre les zones récifales et non récifales, exposées aux influences océaniques directes, seules les pentes externes des récifs frangeants ont été échantillonnées. L'ensemble des habitats

récifaux de pente externe et non récifaux de l'espace infralittoral recensés à La Réunion (Guillaume, 1997) a ainsi été étudié (Tab. I). Ces investigations ont permis le recensement, en termes de présence/absence, des espèces de poissons. Elles ont également permis l'estimation de la rugosité, des pourcentages de sédiments meubles et des taux de recouvrement des substrats durs par la faune corallienne et les peuplements algaux.

L'échantillonnage de l'ichtyofaune a été réalisé par recensements visuels en plongée sous-marine. Afin de faciliter le recensement des espèces dans un écosystème où l'ichtyofaune est très diversifiée et abondante, un échantillonnage stratifié, consistant à diviser le peuplement ichtyologique en plusieurs sous-groupes homogènes d'un point de vue comportemental, a été réalisé. Dans cette étude, deux strates ont été considérées : (1) les espèces démersales et pélagiques (e.g. Labridae, Pomacentridae, Carangidae) et (2) les espèces mimétiques, cryptiques et fouisseuses (e.g. Gobiidae, Scorpaenidae, Muraenidae). Dans chaque strate, un échantillonnage identique, caractérisé par un même temps, un même cheminement et une même surface, a été effectué par deux ichtyologues, suivant la méthodologie établie par Labrosse *et al*. (2002). Les espèces identifiées *in situ* ont été inscrites sur ardoises immergeables. Les plus petites espèces ont été photographiées puis identifiées *ex situ* à l'aide d'ouvrages spécialisés (e.g. Lieske et Myers, 1997 ; Taquet et Diringer, 2007).

Les estimations de la rugosité du substrat, du pourcentage de sédiments meubles et des taux de recouvrement des substrats durs par la faune corallienne et les peuplements algaux ont été réalisées grâce à des métriques visuelles semi-quantitatives adaptées aux différents habitats étudiés. L'échelle de Gratwicke et Speight (2005) a ainsi permis une estimation de la rugosité ; la cotation de Dahl (1981) a fourni un référentiel

Tableau II. - Métriques semi-quantitatives d'évaluation visuelle des habitats côtiers, disponibles sur le dos d'une ardoise immergeable. *[Habitat assessment score sheet for near-shore coastal habitats, copied onto the back of an underwater slate.]*

	Métriques d'évaluation visuelle des habitats				
	1 (0-10%)	2 (11-30%)	3 (31-50%)	4 (51-75%)	5 (76-100%)
Rugosité (estimation des irrégularités topographiques des substrats)					
Recouv. corallien (% recouvrement des substrats durs par les coraux)					
Recouv. algal (% recouvrement des substrats durs par le gazon algal)					
Substrats meubles (% de substrats meubles au sein des habitats)					

Tableau III. - Caractéristiques des classes de stratégies démographiques utilisées pour définir la structure démographique des peuplements de poissons. L'espérance de vie est la LC50 au recrutement dans le biotope. *[Characteristics of the demographic categories used to define the demographic structure of the fish communities. Life expectancy is the LC50 in recruiting in the biotope.]*

Classe	Taille	Reproduction	Comportement	Croissance	Mortalité	Espérance de vie
1	Petite à moyenne < 30 cm	Très précoce. Index gonadosomatique ou effort de reproduction très élevé	Souvent en bancs. Comportement sexuel simple	Très rapide	Forte	0,5 à 5 ans
2	Petite à moyenne < 30 cm	1 à 3 ans à la 1ère reproduction. Index gonadosomatique élevé	Souvent en bancs. Peut être territorial. Comportement sexuel parfois complexe	Initialement rapide	Moyenne	3 à 7 ans
3	Moyenne à grande ≥ 30 cm	2 à 3 ans à la 1ère reproduction. Index gonadosomatique élevé	Parfois en bancs. Peut être territorial	Initialement rapide et parfois toute sa vie	Moyenne	3 à 7 ans
4	Grande à très grande ≥ 50 cm	Tardive. Normalement > 60% de sa taille maximale à la 1ère reproduction. Index gonadosomatique bas	Rarement en bancs. Souvent territorial (espèces démersales) ou très mobile (espèces pélagiques)	Initialement souvent rapide, lente après la 1ère reproduction	Faible	>7 ans

des pourcentages de sédiments meubles et des taux de recouvrement par les organismes benthiques (Tab. II). Les estimations réalisées par relevé ont été moyennées par secteur.

Variables ichtyologiques

L'étude du régime alimentaire des poissons a été réalisée en se fondant sur la littérature existante (e.g. Hobson, 1974 ; Chabanet *et al.*, 2002). Sept types de régimes alimentaires ont été considérés : (1) herbivores, (2) omnivores, (3) brouteurs d'invertébrés sessiles, (4) carnivores diurnes, (5) carnivores nocturnes et (7) planctonophages. Les régimes alimentaires (3) à (7) peuvent être regroupés sous le terme "carnivores" au sens large. Les structures démographiques ont également été étudiées en fonction des caractéristiques biologiques et comportementales des espèces (Letourneur, 1998). Quatre classes démographiques ont été définies (Tab. III). Les classes 1 et 2 correspondent, en dynamique des populations, à une stratégie r (Mac Arthur et Wilson, 1967), adoptée par les organismes misant sur la reproduction avec un fort taux de croissance, et qui se traduit par une forte fécondité et de faibles chances de survie des individus jusqu'à la maturité sexuelle. Les classes 3 et 4 correspondent à une stratégie K, adoptée par les organismes à fécondité plus restreinte. Leurs populations présentent peu de jeunes mais beaucoup d'adultes, contrairement aux espèces à stratégie r (Ramade, 2003). La distribution géographique des espèces à l'échelle planétaire (géonémie) a été définie grâce à l'outil AquaMaps© (Kaschner *et al.*, 2006) dont la méthode d'interpolation géographique s'inspire de la théorie déterministe des niches écologiques (Hutchinson, 1957). Quatre patrons de distribution géographique ont été identifiés : (1) circumtropical, (2) indopacifique, (3) indo-ouest Pacifique et mer Rouge et (4) Sud-Ouest de l'océan Indien (Fig. 2). Les espèces endémiques strictes des îles Mascareignes, peu nombreuses et dont la circonscription géographique n'est pas unanimement acceptée, ont été intégrées au patron géographique (4). Enfin, un ou plusieurs habitats de prédilection ont été attribués à chaque espèce recensée à partir des travaux de Fricke *et al.* (2009). Ces habitats sont regroupés en 7 catégories : (1) récif externe, (2) récif interne, (3) récif profond, (4) roche, (5) plaine sableuse, (6) zone estuarienne et (7) domaine pélagique. Les catégories (1) à (3) sont rassemblées sous le terme générique d'habitats récifaux et les catégories (4) à (7) sous celui d'habitats non récifaux. Les catégories (1) à (4) se composent essentiellement de substrats durs tandis que les catégories (5) et (6) présentent une majorité de substrats meubles.

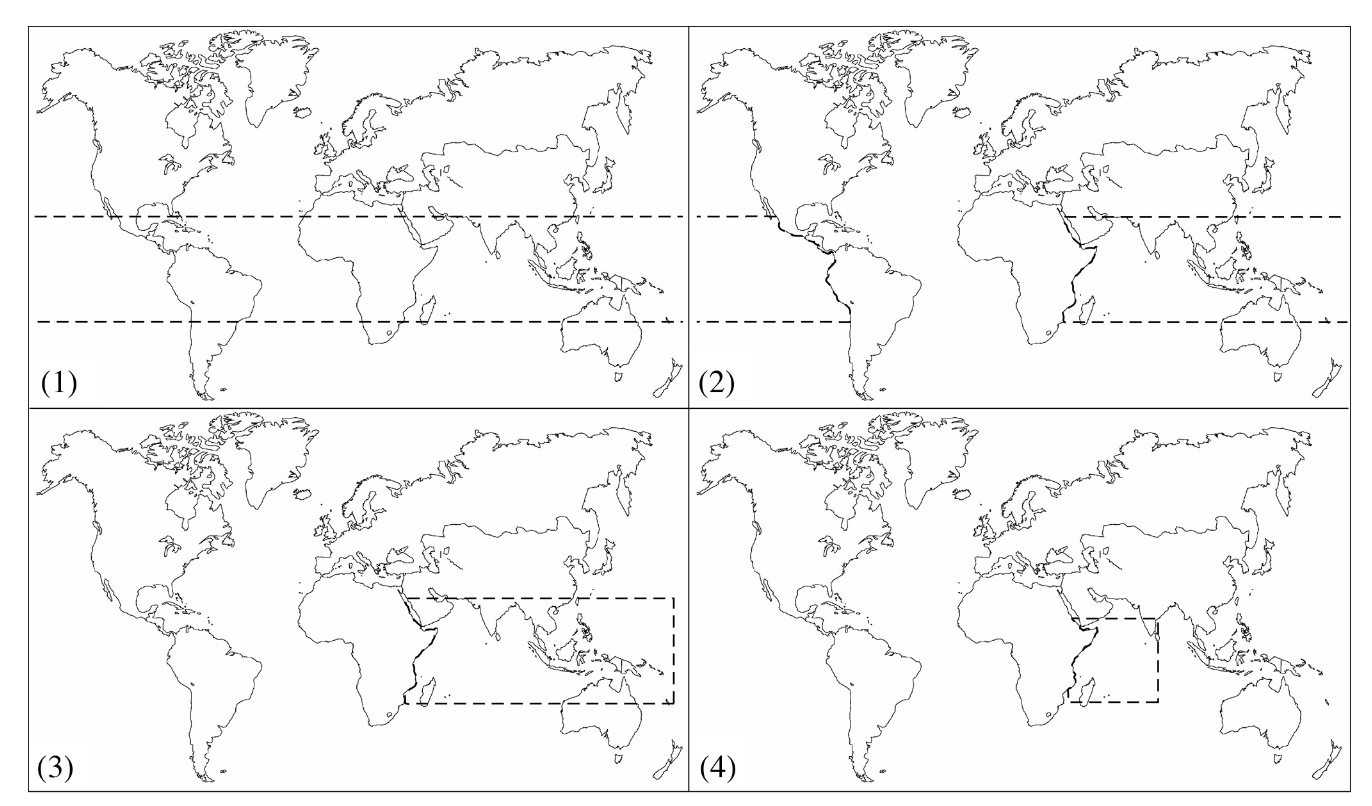


Figure 2. - Distribution géographique des espèces. (1) Circumtropicale ; (2) Indopacifique ; (3) Indo-Ouest Pacifique et mer Rouge ; (4) Sud-Ouest de l'océan Indien. *[Geographical distribution of sampled species. (1) Circumtropical; (2) Indo-Pacific; (3) Indo-West Pacific and Red Sea; (4) South-Western Indian Ocean.]*

Tableau IV. - Nombre d'espèces recensées par secteur appartenant aux cinq principales familles échantillonnées (Ss Total) et richesses spécifiques totales observées (Total RS). *[Number of species recorded per sector belonging to five major families sampled (Ss Total) and total species richness observed (Total RS).]*

	Labridae	Pomacentridae	Serranidae	Acanthuridae	Chaetodontidae	Ss Total	Total RS
Saint-Paul	2	4	10	9	6	31	112
Port Ouest	11	10	7	8	9	45	107
Port Est	13	5	13	14	14	59	133
La Possession	21	13	9	9	10	62	130
Les Lataniers	19	15	8	10	15	67	139
Saint-Denis	8	9	7	12	12	48	111
Bois Rouge	9	4	16	11	9	49	103
Beaufonds	12	13	7	15	13	60	108
Sainte-Rose	17	18	9	21	14	79	152
Roche Caesari	21	15	5	16	13	70	139
Volcan hors enclos	24	19	8	14	8	73	133
Volcan enclos	21	16	8	12	14	71	134
Saint-Philippe	11	14	8	14	8	55	91
Grand Bois	21	18	6	17	14	76	126
Récif Saint-Pierre	16	16	3	12	11	58	94
Pointe Diable	13	14	6	12	11	56	106
Récif Étang-Salé	11	12	6	9	7	45	94
Église Requin	15	13	7	16	8	59	109
Récif Saint-Leu	19	11	4	9	14	57	132
Récif Saint-Gilles	12	12	2	13	11	50	90
Total	51	31	29	26	22	159	406

Variables environnementales complémentaires

Six variables environnementales complémentaires ont été renseignées par secteur et intégrées aux analyses. La largeur du plateau insulaire en km a été estimée par système d'information géographique, au droit des secteurs échantillonnés, grâce au logiciel Mapinfo© et à la carte bathymétrique du Service hydrographique et océanographique de la marine. La distance considérée est comprise entre la laisse des plus hautes mers et l'isobathe -100 m. L'influence des 13 systèmes hydrographiques pérennes de l'île a été estimée par diagrammes de diffusion océanique (Okubo, 1971), en tenant compte du débit annuel moyen à l'étiage des rivières en $L.s^{-1}$ (Bonnier et Payet, 2012) et de la distance entre l'embouchure des rivières et les secteurs échantillonnés. La part de ruissellement et d'infiltration des eaux de pluie par bassin versant (en $mm.an^{-1}$) a été estimée à partir des travaux de Steenhoudt *et al*. (1986) et Barcelo (1996). Les valeurs de turbidité annuelle moyenne en NTU ont été extraites des données du Réseau hydrologique du littoral réunionnais (Turquet *et al*., 2012) et moyennées sur une période de 5 ans correspondant à la période d'observation de l'ichtyofaune. L'énergie moyenne de la houle près des côtes a été calculée en $kW.m^{-1}$ à partir du spectre de Pierson-Moskowitz (Pierson et Moskowitz, 1964) et du modèle numérique Wavewatch III (Tolman et Chalikov, 1996) sur une période de 1 an (année 2011). Enfin, les valeurs moyennes journalières des courants littoraux près des côtes en $cm.s^{-1}$ ont été fournies par les archives de l'Agence pour la recherche et la valorisation marines sur la période de 2004 à 2011.

Analyse des données

La normalité de distribution statistique des variables environnementales et ichtyologiques fonctionnelles a été contrôlée par un test de Shapiro-Wilk (Shapiro et Wilk, 1965), puis corrigée par une transformée de Box-Cox (Box et Cox, 1964). L'indépendance des variables environnementales ainsi transformées a été évaluée par un test des corrélations de Pearson (Pearson, 1957). Les variables corrélées ont été extraites des analyses afin d'éviter les problèmes de multi-colinéarité. Le patron de distribution spatiale et l'influence des variables environnementales sur la composition des peuplements ichtyologiques ont été évalués par croisement du tableau des variables indépendantes et du tableau de contingence des espèces de poissons *via* une Analyse canonique des correspondances (Ter Braak, 1986). Les espèces rares (occurrence < 0,1) et très fréquentes (occurrence > 0,5) ont été extraites de l'analyse afin de privilégier l'expression des espèces caractéristiques par rapport à celle des espèces trop ordinaires, accidentelles ou insuffisamment échantillonnées (Legendre et Legendre, 1998). L'influence des

variables environnementales sur la structure écologique de l'ichtyofaune a été testée par régressions linéaires multiples pas à pas, par traitement descendant (Efroymson, 1960). Le modèle a été choisi selon le critère d'information d'Akaike (AIC). La comparaison des richesses spécifiques moyennes entre secteurs récifaux et non récifaux a été réalisée grâce à un test paramétrique de Student (Student, 1908). Le seuil de significativité des tests est fixé à 0,05. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sous le logiciel d'analyse R (R Development Core Team, 2008) et les packages vegan (Oksanen *et al*., 2008) et MASS (Venables et Ripley, 2002).

RÉSULTATS

Composition et structure des peuplements

Un total de 406 espèces appartenant à 64 familles a été observé au cours de cette étude. Le nombre d'espèces recensées par secteur varie de 90 à 152 pour une moyenne de 117,2 ± 18,6 (écart type). Seulement six espèces sont des poissons cartilagineux (chondrichthyens) et 400 espèces sont des poissons osseux (ostéichthyens). Les familles les plus diversifiées sont les Labridae (51 espèces), les Pomacentridae (31), les Serranidae (29), les Acanthuridae (26) et les Chaetodontidae (22) qui cumulent, à elles seules, 39% des espèces recensées sur l'ensemble des secteurs (Tab. IV). Concernant les fréquences d'observation, 19 espèces ubiquistes (5%) ont été recensées sur au moins 18 des 20 secteurs (occurrence > 0,9) (Tab. V). Inversement, 115 espèces (28%) n'ont été observées que sur 1 des 20 secteurs (occurrence = 0,05). Elles sont pour la plupart : (i) cryptiques ou fouisseuses (Pinguipedidae, Muraenidae, Monodactylidae, Pempheridae) ; (ii) rares ou habituellement rencontrées plus en profondeur, souvent de grande taille, à fécondité faible et croissance lente (Carcharhinidae, Sphyrnidae, Sphyraenidae, Scaridae, Serranidae) ; (iii) fuyantes ou mobiles à grand rayon d'action (Carangidae, Scombridae, Caesionidae) et/ou (iv) difficiles à recenser *in situ* (polymorphisme, mimétisme, petite taille) (Scorpaenidae, Gobiidae, Blenniidae, Syngnathidae). Du point de vue des régimes alimentaires, 274 espèces (67%) sont carnivores, 67 (17%) omnivores et 65 (16%) herbivores. Parmi les carnivores, les régimes les plus diversifiés sont les carnivores diurnes (83 espèces, 20%), suivis des planctonophages (55 espèces, 14%), des carnivores nocturnes (47 espèces, 12%), des brouteurs d'invertébrés sessiles (44 espèces, 11%) et des piscivores (44 espèces, 11%). L'exploration des stratégies démographiques montre une nette majorité d'espèces à stratégie r (338 espèces, 83%), dont 219 espèces (54%) de classe 1 et 119 espèces (29%) de classe 2. Les espèces à stratégie K sont au nombre de 68 (17%), dont 40 espèces de classe 3 (10%) et 28 espèces de classe 4 (7%). Cette dernière classe, très vulnérable aux pressions anthropiques en raison de sa faible résilience (Ramade, 2003), se compose principalement de Muraenidae (7 espèces), d'Acanthuridae (6), de Serranidae (5) et de Labridae (5). L'étude des aires de répartition révèle une dominance des espèces à distribution indopacifique (241 espèces, 60%) et indo-ouest Pacifique et mer Rouge (107 espèces, 26%). Viennent ensuite les espèces du Sud-Ouest de l'océan Indien (42 espèces, 10%) et les espèces circumtropicales (16 espèces, 4%), majoritairement représentées par les Carangidae (7 espèces) et les Scombridae (3). L'étude des habitats de prédilection révèle 313 espèces (77%) indistinctement associées aux habitats récifaux et non récifaux. En revanche, 61 espèces (15%) sont strictement inféodées aux récifs coralliens et 31 espèces (8%) en sont totalement affranchies. Ces dernières espèces sont associées aux plaines sableuses (18 espèces), aux côtes rocheuses (10 espèces), aux zones estuariennes (10 espèces) et/ou au domaine pélagique (4 espèces). Il est toutefois remarquable que 52 des 61 espèces décrites comme récifales strictes ont été recensées sur certains secteurs non récifaux. Parmi elles, l'espèce *Chaetodon guttatissimus* Bennett, 1833, fait même partie des espèces ubiquistes (Tab. V). Inversement, deux des 31 espèces non récifales [*Stegastes pelicieri* Allen & Emery, 1985 et *Thalassoma genivittatum* (Valenciennes, 1839)] ont été recensées sur les quatre secteurs récifaux. Ces espèces sont décrites comme habituellement associées aux petits fonds rocheux à faible recouvrement corallien (Fricke *et al*., 2009).

Tableau V. - Liste des 19 espèces ubiquistes, recensées avec une occurrence > 0,9. *[Checklist of the 19 ubiquitous species observed with an occurrence > 0,9.]*

Famille	Espèce
Acanthuridae	*Acanthurus nigrofuscus* (Forsskål, 1775)
	Ctenochaetus striatus (Quoy & Gaimard, 1825)
	Naso unicornis (Forsskål, 1775)
Balistidae	*Sufflamen bursa* (Bloch & Schneider, 1801)
Chaetodontidae	*Chaetodon guttatissimus* Bennett, 1833
	Chaetodon kleinii Bloch, 1790
Cirrhitidae	*Paracirrhites arcatus* (Cuvier, 1829)
Holocentridae	*Myripristis berndti* Jordan & Evermann, 1903
Labridae	*Gomphosus caeruleus* Lacepède, 1801
	Halichoeres cosmetus Randall & Smith, 1982
	Labroides dimidiatus (Valenciennes, 1839)
Lethrinidae	*Gnathodentex aureolineatus* (Lacepède, 1802)
Mullidae	*Mulloidichthys auriflamma* (Valenciennes, 1831)
	Parupeneus macronemus (Lacepède, 1801)
	Parupeneus trifasciatus (Lacepède, 1801)
Pomacentridae	*Chromis chrysura* (Bliss, 1883)
	Chromis dimidiata (Klunzinger, 1871)
Serranidae	*Cephalopholis urodeta* (Forster, 1801)
Zanclidae	*Zanclus cornutus* (Linnaeus, 1758)

Tableau VI. - Tableau des corrélations de Pearson entre les variables environnementales. Seules les corrélations significatives ($P < 0{,}05$, $\mathbf{P < 0{,}005}$) sont représentées. Les variables soulignées sont indépendantes. *[Table of Pearson's correlations between environmental variables. Only significant correlations are shown (*$P < 0.05$, $\mathbf{P < 0.005}$*). Independent variables are underlined.]*

	Rivières	Turbidité	Ruissellement et infiltration	Houle	Rugosité	Coraux	Algues	Courant	Plateau insulaire	Sédiments meubles
Rivières										
Turbidité	**0,803**									
Ruissellement Infiltration										
Houle			0,548							
Rugosité	-0,474									
Coraux		-0,450			**0,617**					
Algues						0,547				
Courant			-0,457				0,483			
Plateau insulaire			**-0,740**	-0,476						
Sédiments meubles				-0,528					0,579	

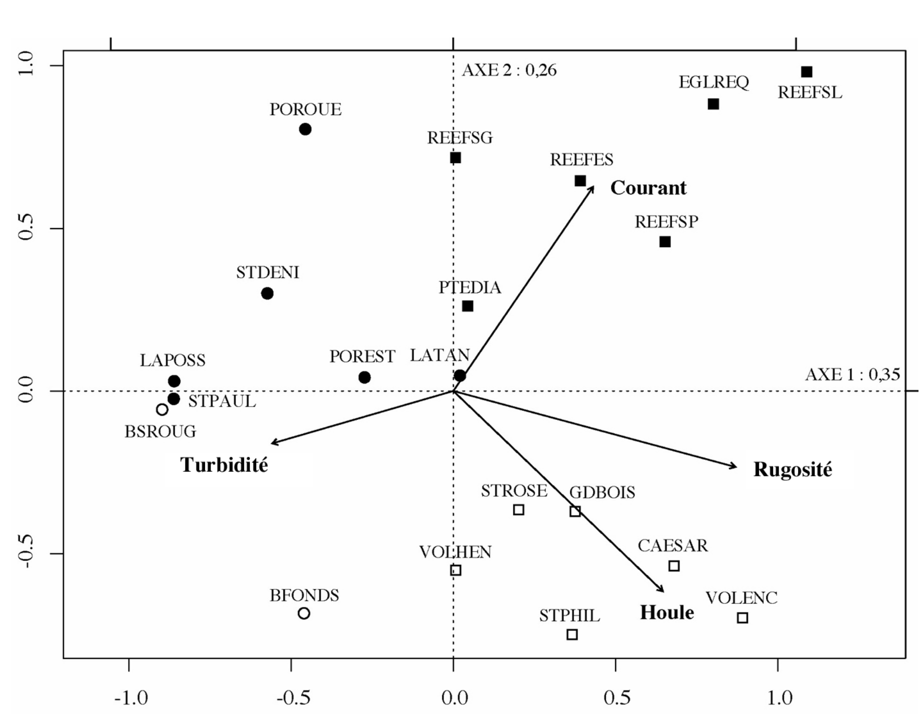


Figure 3. - ACC des variables environnementales et des secteurs échantillonnés, identifiés par leur localisation sur l'île : ● Nord-Ouest ; ○ Nord-Est ; ■ Sud-Ouest ; □ Sud-Est. La correspondance des noms des secteurs est disponible sur la Fig. 1. Le coefficient de corrélation (r) entre secteurs et variables environnementales est de 0,92 sur l'axe 1 et de 0,93 sur l'axe 2. Le test de Monte-Carlo réalisé avec 1000 permutations sur tous les axes donne des valeurs significatives ($P = 0{,}001$). *[Biplot CCA of environmental variables and sectors categorized by their localization on the island: ● North-West; ○ North-East; ■ South-West; □ South-East. The correspondence with sector names is available on Fig. 1. The sector-environment correlation factor value (r) is 0.92 on axis 1 and 0.93 on axis 2. The Monte-Carlo test processed with 1000 permutations for all canonical axes produces significant values (P = 0.001).]*

Analyse canonique des correspondances (ACC)

Parmi les 10 variables environnementales analysées, six sont significativement corrélées et ont donc été retirées des analyses (Tab. VI). Seules les quatre variables indépendantes 'Rugosité', 'Courant', 'Houle' et 'Turbidité' ont été conservées.

L'ACC révèle un patron spatial fortement marqué par l'orientation géographique des secteurs échantillonnés (Fig. 3). Le premier axe, qui est principalement une combinaison linéaire des variables 'Rugosité', 'Houle' et 'Turbidité', sépare les secteurs du Nord de l'île (valeurs négatives sur l'axe 1), des secteurs du Sud (valeurs positives). Le second axe, fortement corrélé aux variables 'Houle' et 'Courant', sépare les secteurs Est (valeurs négatives de l'axe 2), des secteurs Ouest (valeurs positives). La géomorphologie côtière semble également avoir un rôle dans la distribution des point-secteurs avec une moitié Nord principalement composée de substrats meubles, un quart Sud-Ouest comprenant la plupart des récifs coralliens de l'île et un quart Sud-Est formé des roches basaltiques du Piton de la Fournaise (Fig. 1). La projection des espèces sur les deux axes suit le même modèle de distribution (Fig. 4). Les groupes d'attirance entre points-secteurs, points-espèces et variables environnementales permettent une correspondance entre patron spatial, espèces caractéristiques et influences relatives des variables prédictives. Ainsi, les secteurs Nord-Ouest (Saint-Denis, Les Lataniers, La Possession, Port Est, Port Ouest, Saint-Paul), définis par de fortes turbidités, de faibles rugosités et de faibles houles, se distinguent par l'occurrence d'espèces inféodées (1) aux substrats meubles [*Bothus mancus* (Broussonet,

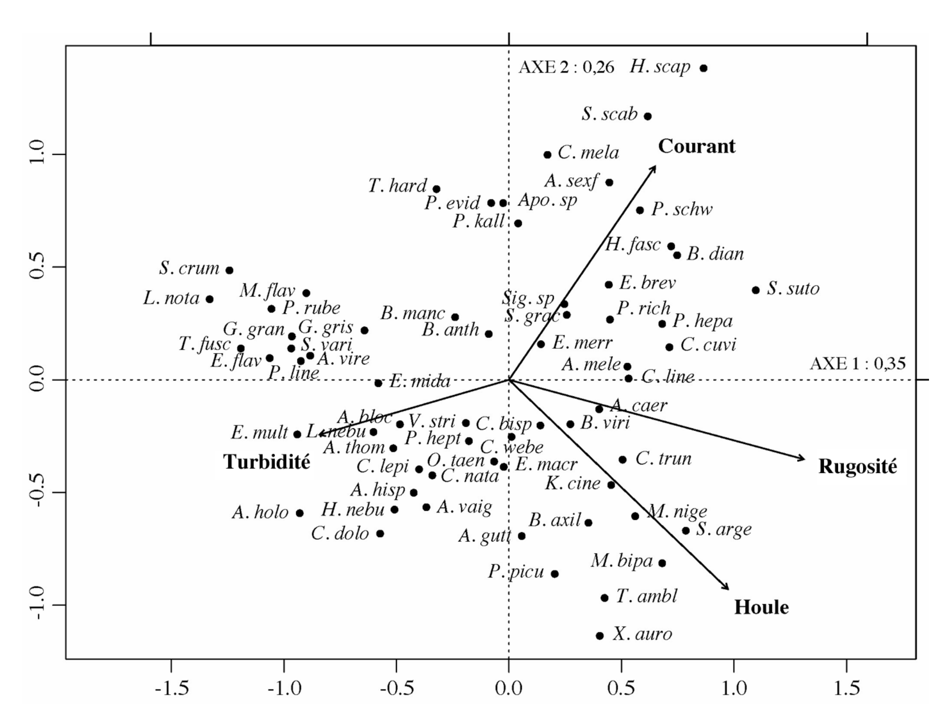


Figure 4. - ACC des variables environnementales et des espèces caractéristiques. *A. sexf* : *Abudefduf sexfasciatus* ; *A. vaig* : *Abudefduf vaigiensis* ; *A. bloc* : *Acanthurus blochii* ; *A. duss* : *Acanthurus dussumieri* ; *A. gutt* : *Acanthurus guttatus* ; *A. thom* : *Acanthurus thompsoni* ; *A. caer* : *Anampses caeruleopunctatus* ; *A. mele* : *Anampses meleagrides* ; *A. furc* : *Aphareus furca* ; *A. holo* : *Apogon holotaenia* ; *Apo. sp* : *Apogon* sp. ; *A. vire* : *Aprion virescens* ; *A. hisp* : *Arothron hispidus* ; *B. viri* : *Balistoides viridescens* ; *B. anth* : *Bodianus anthioides* ; *B. axil* : *Bodianus axillaris* ; *B. dian* : *Bodianus diana* ; *B. manc* : *Bothus mancus* ; *C. nata* : *Canthigaster natalensis* ; *C. bisp* : *Centropyge bispinosa* ; *C. dolo* : *Chaetodon dolosus* ; *C. mela : Chaetodon melannotus* ; *C. line* : *Cheilodipterus lineatus* ; *C. lepi* : *Chromis lepidolepis* ; *C. web* : *Chromis weberi* ; *C. cuvi* : *Coris cuvieri* ; *C. trun* : *Ctenochaetus truncatus* ; *E. mida* : *Ecsenius midas* ; *E. flav* : *Epinephelus flavocaeruleus* ; *E. macr* : *Epinephelus macrospilos* ; *E. merr* : *Epinephelus merra* ; *E. mult* : *Epinephelus multinotatus* ; *E. brev* : *Exallias brevis* ; *G. gran* : *Gymnocranius grandoculis* ; *G. gris* : *Gymnothorax griseus* ; *H. nebu* : *Halichoeres nebulosus* ; *H. scap* : *Halichoeres scapularis* ; *H. fasc.* : *Hemigymnus fasciatus* ; *K. cine* : *Kyphosus cinerascens* ; *L. nebu* : *Lethrinus nebulosus* ; *L. nota* : *Lutjanus notatus* ; *M. bipa* : *Macropharyngodon bipartitus* ; *M. nige* : *Melichthys niger* ; *M. flav* : *Mulloidichthys flavolineatus* ; *N. thyn* : *Naso thynnoides* ; *O. taen* : *Ostorhinchus taeniophorus* ; *P. hepa* : *Paracanthurus hepatus* ; *P. hept* : *Parupeneus heptacanthus* ; *P. rube* : *Parupeneus rubescens* ; *P. schw* : *Pempheris schwenckii* ; *P. picu* : *Plectorhinchus picus* ; *P. line* : *Plotosus lineatus* ; *P. rich* : *Pomachromis richardsoni* ; *P. evid* : *Ptereleotris evides* ; *S. grac* : *Saurida gracilis* ; *S. scab* : *Scarus scaber* ; *S. crum* : *Selar crumenophthalmus* ; *S. arge* : *Siganus argenteus* ; *Sig. sp* : *Siganus* sp. ; *S. suto* : *Siganus sutor* ; *S. varie* : *Synodus variegatus* ; *T. ambl* : *Thalassoma amblycephalum* ; *T. hard* : *Thalassoma hardwicke* ; *T. fusc* : *Torpedo fuscomaculata* ; *V. stri* : *Valenciennea strigata* ; *X. auro* : *Xanthichthys auromarginatus*. Le coefficient de corrélation (r) entre espèces et variables environnementales est de 0,92 sur l'axe 1 et de 0,93 sur l'axe 2. Le test de Monte-Carlo réalisé avec 1000 permutations sur tous les axes donne des valeurs significatives ($P = 0{,}001$). *[Biplot CCA of environmental variables and characteristic species. Correspondence with species names, Cf. French label. The species-environment correlation factor value (r) is 0.92 on axis 1 and 0.93 on axis 2. The Monte-Carlo test processed with 1000 permutations for all canonical axes produces significant values (*P *= 0.001).]*

1782) ; *Gymnocranius grandoculis* (Valenciennes, 1830) ; *Mulloidichthys flavolineatus* (Lacepède, 1801) ; *Parupeneus rubescens* (Lacepède, 1801) ; *Synodus variegatus* (Lacepède, 1803) ; *Torpedo fuscomaculata* Peters, 1855], (2) aux substrats durs, mais s'alimentant de petits poissons et d'organismes enfouis dans les sédiments alentour [*Aprion virescens* Valenciennes, 1830 ; *Epinephelus flavocaeruleus* (Lacepède, 1802) ; *Gymnothorax griseus* (Lacepède, 1803) ; *Lutjanus notatus* (Cuvier, 1828) ; *Plotosus lineatus* (Thunberg, 1787)] et (3) au domaine pélagique, mais dont la faune sédimentaire représente une part importante du régime alimentaire [*Selar crumenophthalmus* (Bloch, 1793)]. Les secteurs Nord-Est (Beaufonds, Bois Rouge), définis par de fortes turbidités, de faibles rugosités et de faibles courants, s'identifient par l'occurrence d'espèces associées (1) aux petits fonds rocheux et aux zones estuariennes à galets alluvionnaires soumis à une énergie modérée [*Abudefduf vaigiensis* (Quoy & Gaimard, 1825) ; *Apogon holotaenia* Regan, 1905 ; *Canthigaster natalensis* (Günther, 1870) ; *Centropyge bispinosa* (Günther, 1860) ; *Halichoeres nebulosus* (Valenciennes, 1839) ; *Ostorhinchus taeniophorus* (Regan, 1908)], (2) aux substrats durs, mais s'alimentant sur les plaines sédimentaires alentour [*Acanthurus blochii* Valenciennes, 1835 ; *Epinephelus multinotatus* (Peters, 1876) *; Lethrinus nebulosus* (Forsskål, 1775) ; *Parupeneus heptacanthus* (Lacepède, 1802) ; *Valenciennea strigata* (Broussonet, 1782)] et (3) aux tombants abrupts exposés à de fortes sédimentations [*Acanthurus thompsoni* (Fowler, 1923) ; *Chaetodon dolosus* Ahl, 1923 ; *Chromis lepidolepis* Bleeker, 1877 ; *Chromis weberi* Fowler & Bean, 1928]. Les secteurs Sud-Est (Grand Bois, Saint-

Philippe, Volcan enclos, Volcan hors enclos, Roche Caesari, Sainte-Rose), définis par de fortes houles, de fortes rugosités et de faibles turbidités, se différencient par l'occurrence d'espèces associées (1) aux substrats durs enalgués, soumis à une forte énergie [*Acanthurus guttatus* Forster, 1801 ; *Anampses caeruleopunctatus* Ruppell, 1829 ; *Ctenochaetus truncatus* Randall & Clements, 2001 ; *Kyphosus cinerascens* (Forsskål, 1775) ; *Siganus argenteus* (Quoy & Gaimard, 1825)], (2) aux substrats durs à forte rugosité, présentant de nombreuses anfractuosités [*Balistoides viridescens* (Bloch & Schneider, 1801) ; *Epinephelus macrospilos* (Bleeker, 1855) ; *Macropharyngodon bipartitus* Smith, 1957 ; *Plectorhinchus picus* (Cuvier, 1828) ; *Thalassoma amblycephalum* (Bleeker, 1856)] et (3) aux tombants abrupts, riches en espèces zooplanctoniques [*Xanthichthys auromarginatus* (Bennett, 1832) ; *Bodianus axillaris* (Bennett, 1832) ; *Melichthys niger* (Bloch, 1786)]. Enfin, les secteurs Sud-Ouest (récif Saint-Gilles, récif Saint-Leu, Église Requin, récif Étang-Salé, Pointe du diable, récif Saint-Pierre), définis par de forts courants, de fortes rugosités et de faibles turbidités, se singularisent par l'occurrence d'espèces (1) strictement inféodées aux récifs coralliens [*Abudefduf sexfasciatus* (Lacepède, 1801) ; *Anampses meleagrides* Valenciennes, 1840 ; *Bodianus diana* (Lacepède, 1801) ; *Chaetodon melannotus* Bloch & Schneider, 1801 ; *Epinephelus merra* Bloch, 1793 ; *Halichoeres scapularis* (Bennett, 1832) ; *Hemigymnus fasciatus* (Bloch, 1792) ; *Scarus scaber* Valenciennes, 1840 ; *Thalassoma hardwicke* (Bennett, 1830)], (2) associées aux substrats durs à forte rugosité [*Coris cuvieri* (Bennett, 1831), *Exallias brevis* (Kner, 1868)] et (3) aux tombants abrupts, riches en espèces zooplanctoniques [*Pempheris schwenckii* Bleeker, 1855] (Hobson, 1974 ; Lieske et Myers, 1997 ; Fricke *et al*., 2009).

Régressions linéaires multiples

Les variables environnementales indépendantes, intégrées comme variables prédictives des modèles linéaires, sont significativement corrélées à 12 des 16 variables ichtyologiques testées (Tab. VII). Les régimes alimentaires "carnivore nocturne", "carnivore diurne" et "omnivore", et la distribution "indo-ouest Pacifique et mer Rouge" n'étant pas significativement corrélés aux variables environnementales, ne sont pas représentés. La richesse spécifique totale est ainsi positivement corrélée à la rugosité du substrat, qui participe à 42% de la variance inter-secteurs observée. Plusieurs relations entre variables environnementales et ichtyologiques fonctionnelles, exprimées en pourcentages du nombre total d'espèces recensées par secteur, sont également significatives. Ainsi, la forte rugosité du substrat est associée à la présence d'espèces inféodées aux récifs coralliens, possédant une stratégie r et un régime brouteur d'invertébrés sessiles. Inversement, elle désavantage l'installation d'espèces non récifales, possédant une stratégie K. Selon le même schéma, une vitesse du courant élevée semble favoriser la présence d'espèces inféodées aux récifs coralliens, à stratégie r, à régime herbivore ou brouteur d'invertébrés sessiles et à distribution géographique indopacifique. En revanche, une telle vitesse du courant est défavorable aux espèces à stratégie K, à distributions circumtropicale et Sud-Ouest de l'océan Indien. Une houle forte semble quant à elle favoriser la présence d'espèces herbivores et à distribution Sud-Ouest de l'océan Indien et défavoriser les espèces piscivores. Enfin, une turbidité importante apparaît favorable à l'installation d'espèces planctonophages et à distribution circumtropicale.

Tableau VII. - Résultat des régressions linéaires multiples pas à pas réalisées sur les variables ichtyologiques. *[Result of the stepwise multiple regression analysis of the ichthyological variables.]*

Variables ichtyologiques	R^2	Corrélations partielles (*r*)	*P*	Variables environnementales
Richesse spécifique totale	0,42	0,65	0,002	Rugosité
Régime brouteur d'invertébrés sessiles	0,58	0,66	0,002	Rugosité
		0,63	0,004	Courant
Régime herbivore	0,58	0,67	0,002	Houle
		0,52	0,023	Courant
Régime piscivore	0,24	-0,49	0,027	Houle
Régime planctonophage	0,29	0,54	0,013	Turbidité
Distribution circumtropicale	0,49	-0,59	0,008	Courant
		0,54	0,016	Turbidité
Distribution indopacifique	0,37	0,61	0,004	Courant
Distribution Sud-Ouest de l'océan Indien	0,37	0,52	0,021	Houle
		-0,48	0,039	Courant
Stratégie r	0,36	0,48	0,040	Courant
		0,46	0,045	Rugosité
Stratégie K	0,38	-0,49	0,032	Courant
		-0,47	0,041	Rugosité
Espèces récifales strictes	0,48	0,58	0,009	Rugosité
		0,54	0,018	Courant
Espèces non récifales strictes	0,52	-0,72	$<10^{-3}$	Rugosité

DISCUSSION

Composition de l'ichtyofaune

Les 406 espèces de poissons recensées au cours de cette étude représentent 42% des 965 espèces marines inventoriées sur le territoire réunionnais (Fricke *et al*., 2009) et 36% des 1123 espèces recensées,

principalement en zones récifales, dans les trois îles Mascareignes (Réunion, Maurice, Rodrigues) (Fricke, 1999). Ce résultat illustre la grande homogénéité déjà reconnue entre les peuplements ichtyologiques côtiers des îles océaniques du Sud-Ouest de l'océan Indien (Chabanet *et al.*, 2002). Il montre également que les espèces recensées au cours de cette étude sont très largement représentées hors des récifs coralliens (97% des espèces sont recensées sur les 16 secteurs non récifaux pour 8% recensées sur les quatre secteurs récifaux). Cet assemblage "hors récif" est en outre très similaire à celui des récifs coralliens de la zone. L'étude des habitats de prédilection des espèces révèle que 85% des espèces reconnues comme strictement inféodées aux récifs coralliens (Fricke *et al.*, 2009) ont également été recensées sur des habitats non récifaux, dont certaines avec une très forte occurrence. Ces résultats sont en accord avec les observations de Letourneur (1998) qui remarquait que 87% des espèces recensées sur les secteurs sans récifs de Sainte-Rose et de Beaufonds, à l'Est de l'île, sont présentes sur les édifices coralliens de la côte occidentale. Cette similarité compositionnelle est corroborée par une forte homogénéité des richesses spécifiques, puisque les valeurs moyennes mesurées durant l'étude sont de 103,4 ± 20,1 espèces par secteur récifal et de 119,6 ± 16,8 espèces par secteur non récifal. Cette différence non significative (test de Student, t = 1,622, ddl. = 5,986, P = 0,156) valide les observations de Letourneur (1998) qui estimait qu'à La Réunion les habitats non récifaux abritent des peuplements de poissons aussi riches en espèces que ceux des récifs coralliens.

Influence des variables environnementales

La rugosité, associée aux forts recouvrements coralliens et à la faible influence des rivières pérennes (Tab. VI), pourrait avoir un effet positif sur la richesse spécifique. Il est reconnu que les habitats les plus rugueux offrent davantage de niches écologiques, de formes et de volumes plus diversifiés, susceptibles d'être tolérés par un plus grand nombre d'espèces (Chabanet *et al.*, 1997). Ces habitats pourraient, en outre, offrir davantage de protections face aux prédateurs, aussi bien pour les adultes que pour les juvéniles nouvellement recrutés. Pour ces derniers, les zones à forte rugosité peuvent également jouer un rôle de nurserie susceptible de les rendre plus attractives (Gratwicke et Speight, 2005). L'effet de la rugosité et des forts recouvrements coralliens sur l'occurrence des espèces brouteuses d'invertébrés sessiles a également été souligné par certains auteurs (Harmelin-Vivien, 1979 ; Chabanet *et al.*, 1997), les polypes de madrépores représentant une part importante de leur régime alimentaire. De plus, l'influence prépondérante de la rugosité sur l'attraction d'espèces strictement inféodées aux récifs coralliens soutient l'hypothèse de Letourneur (1998) qui estimait possible que la présence d'espèces récifales en dehors des récifs frangeants à La Réunion soit à relier aux fortes valeurs de rugosité et de recouvrement corallien mesurées sur certains substrats durs non récifaux, favorisant ainsi les mouvements d'espèces entre secteurs. Enfin, le lien observé entre rugosité et prédominance des espèces à stratégie r pourrait être dû à la faible superficie et à la discontinuité des substrats durs à forte rugosité, notamment récifaux, à La Réunion. Dans ce sens, Galarza *et al.* (2009) montrent que la viscosité génétique causée par la fragmentation des habitats pourrait accentuer les interactions intra-spécifiques, principalement pour l'accès à la nourriture, et affecter les taux de reproduction en favorisant l'installation d'espèces colonisatrices.

La vitesse élevée du courant, associée au recouvrement algal et aux faibles ruissellements et infiltrations des eaux de pluie (Tab. VI), semble favoriser, avec les fortes houles, la présence d'espèces herbivores, souvent associées aux horizons superficiels enalgués à forte énergie (Chabanet *et al.*, 1997). Les plus fortes vitesses de courant ont par ailleurs été mesurées principalement sur les secteurs récifaux de l'île (Fig. 3), ce qui pourrait indirectement expliquer leur corrélation avec les taux d'espèces récifales et brouteuses d'invertébrés sessiles. Enfin, la vitesse élevée du courant semble agir sur la structure géonémique des peuplements, favorisant la colonisation d'espèces à distribution indopacifique et contraignant l'installation d'espèces du Sud-Ouest de l'océan Indien et circumtropicales. Les espèces indopacifiques sont en effet composées d'un très faible taux d'espèces non récifales strictes (4%), tandis que les espèces du Sud-Ouest de l'océan Indien en possèdent une proportion très élevée (38%). En outre, les espèces circumtropicales se caractérisent par un taux élevé d'espèces à stratégie K (74%), précédemment décrites comme défavorables aux fortes rugosités, notamment rencontrées sur les récifs coralliens. Les fortes houles, positivement corrélées à l'étroitesse du plateau insulaire, aux forts phénomènes de ruissellement et d'infiltration et à la rareté de sédiments meubles (Tab. VI), semblent avoir une action négative sur l'installation d'espèces piscivores. Il est possible que cela traduise une réponse des peuplements à un environnement naturel difficile, notamment caractérisé par une fluctuation et une restriction des ressources alimentaires, favorisant la prédation intraguilde entre carnivores supérieurs et contribuant à réguler leurs populations en abondance et en diversité (Holt et Polis, 1997; Arim et Marquet, 2004). Il est en revanche peu probable que cette rareté soit le fait de la pêche car les secteurs exposés à de fortes houles et possédant un plateau insulaire étroit présentent un intérêt d'exploitation halieutique significativement réduit à La Réunion (Leblond *et al.*, 2010). Ces caractéristiques environnementales semblent également favoriser la présence d'espèces du Sud-Ouest de l'océan Indien. Ces dernières, à tendance non récifale, présentent un taux d'espèces à stratégie r très élevé (93%), leur permettant *a priori* de s'adapter aux milieux instables, changeants ou perturbés (Ramade, 2003).

Tableau VIII. - Caractérisation des faciès ichtyologiques de l'île de la Réunion. La correspondance des noms des secteurs est disponible sur la Fig. 1. (+) variables positivement corrélées ; (-) variables négativement corrélées ; Souligné : Variables environnementales indépendantes ; Romain : variables ichtyologiques corrélées à une variable environnementale indépendante ; Gras : variables ichtyologiques corrélées à deux variables indépendantes. *[Characterization of ichthyological clusters of Réunion Island. The correspondence with sector names is available on Fig. 1. (+) positively correlated variables; (-) negatively correlated variables; Underlined: independent environmental variables; Roman: ichthyological variables correlated to one independent environmental variable; Bold: ichthyological variables correlated with two independent variables.]*

Faciès	Secteurs	Espèce caractéristiques	Régimes alimentaires	Stratégies démographiques	Distributions et habitats	Variables environnementales
Nord-Ouest	STDENI LATANI LAPOSS POREST POROUE STPAUL	*Aprion virescens* *Bodianus anthioides* *Bothus mancus* *Ecsenius midas* *Epinephelus flavocaeruleus* *Gymnocranius grandoculis* *Gymnothorax griseus* *Lutjanus notatus* *Mulloidichthys flavolineatus* *Parupeneus rubescens* *Plotosus lineatus* *Selar crumenophthalmus* *Synodus variegatus* *Torpedo fuscomaculata*	(+) Piscivore Planctonophage	(+) Stratégie K	(+) Circumtropicale Non récifale	(+) Turbidité Rivières pérennes Plateau insulaire Sédiment meuble
			(-) Herbivore Brouteurs d'invertébrés	(-) Stratégie r	(-) Sud-Ouest OI Récifale	(-) Rugosité Houle Coraux Ruissellements
Nord-Est	BFONDS BSROUG	*Abudefduf vaigiensis* *Acanthurus blochii* *Acanthurus thompsoni* *Apogon holotaenia* *Canthigaster natalensis* *Centropyge bispinosa* *Chaetodon dolosus* *Chromis lepidolepis* *Chromis weberi* *Epinephelus multinotatus* *Halichoeres nebulosus* *Lethrinus nebulosus* *Ostorhinchus taeniophorus* *Parupeneus heptacanthus* *Valenciennea strigata*	(+) Planctonophage	(+) **Stratégie K**	(+) **Circumtropicale** Sud-Ouest OI Non récifale	(+) Turbidité Rivières pérennes Ruissellements
			(-) Herbivore **Brouteurs d'invertébrés**	(-) **Stratégie r**	(-) Indopacifique **Récifale**	(-) Rugosité Courant Coraux Algues
Sud-Ouest	REEFSG REEFSL EGLREQ REEFES PTDIAB REEFSP	*Abudefduf sexfasciatus* *Anampses méléagrides* *Bodianus diana* *Chaetodon melannotus* *Coris cuvieri* *Epinephelus merra* *Exallias brevis* *Halichoeres scapularis* *Hemigymnus fasciatus* *Pempheris schwenckii* *Paracanthurus hepatus* *Pomachromis richardsoni* *Pristiapogon kallopterus* *Ptereleotris evides* *Scarus scaber* *Siganus sutor* *Thalassoma hardwicke*	(+) Herbivore **Brouteurs d'invertébrés**	(+) **Stratégie r**	(+) Indopacifique **Récifale**	(+) Rugosité Courant Coraux Algues
			(-) Planctonophage	(-) **Stratégie K**	(-) **Circumtropicale** Sud-Ouest OI Non récifale	(-) Turbidité Rivières pérennes Ruissellements

Tableau VIII. - Suite.

Faciès	Secteurs	Espèce caractéristiques	Régimes alimentaires	Stratégies démographiques	Distributions et habitats	Variables environnementales
Sud-Est	GDBOIS STPHIL VOLENC VOLHEN CAESAR STROSE	*Acanthurus guttatus* *Anampses caeruleopunctatus* *Balistoides viridescens* *Bodianus axillaris* *Ctenochaetus truncatus* *Epinephelus macrospilos* *Kyphosus cinerascens* *Macropharyngodon bipartitus* *Melichthys niger* *Plectorhinchus picus* *Siganus argenteus* *Thalassoma amblycephalum* *Xanthichthys auromarginatus*	(+) Herbivore Brouteurs d'invertébrés	(+) Stratégie r	(+) Sud-Ouest OI Récifale	(+) Rugosité Houle Coraux Ruissellements
			(-) Piscivore Planctonophage	(-) Stratégie K	(-) Circumtropicale Non récifale	(-) Turbidité Rivières pérennes Plateau insulaire Sédiment meuble

L'affinité des espèces planctonophages avec des eaux à turbidité importante, associée dans cette étude à l'influence des rivières pérennes de l'île (Tab. VI), à déjà été largement documentée (e.g. Ryer et Olla, 1999 ; De Robertis *et al*., 2003). De Robertis *et al*. (2003) l'expliquent notamment par une moindre vulnérabilité des espèces planctonophages à la prédation, sans que leur capacité à capturer des proies zooplanctoniques ne soit substantiellement réduite dans des eaux turbides. Une augmentation de la turbidité peut également être associée à une augmentation de la production primaire, favorable aux planctonophages. Ces variables semblent également favoriser la présence d'espèces circumtropicales pélagiques (Carangidae, Scombridae, Sphyrnidae, Sphyraenidae). Ces espèces peuvent présenter durant leurs périodes d'inactivité de forts thigmotactismes, ce qui les conduit à s'agréger sous des objets flottants. Ce principe a été étudié dans le cadre d'études sur les dispositifs de concertation des poissons (e.g. Dempster et Taquet, 2004 ; Capello *et al*., 2011). Potin (2009) a également observé cet effet à La Réunion sur de vastes panaches turbides, qui pourraient être identifiés par certaines espèces comme les ombres portées d'objets dérivants et favoriser transitoirement leur agrégation.

Structure spatiale des peuplements

Le patron spatial des variables ichtyologiques mesurées montre une organisation symétrique par rapport au centre géographique de l'île. Le faciès Nord se distingue par sa richesse en espèces planctonophages, non récifales strictes, à stratégie K et à distribution circumtropicale. Le faciès Sud est riche en espèces herbivores et brouteuses d'invertébrés sessiles, récifales strictes et à stratégie r. Le faciès Est présente un fort taux d'espèces du Sud-Ouest de l'océan Indien, tandis que le faciès Ouest ne présente aucune spécificité écologique liée aux variables environnementales étudiées (Tab. VIII). L'étude simultanée de secteurs récifaux et de secteurs non récifaux ne révèle pas de caractéristique ichtyologique intrinsèque aux récifs coralliens. En revanche, elle tend à montrer une forte affinité entre les espèces considérées comme récifales strictes avec certaines variables environnementales, notamment la rugosité du substrat, et le recouvrement corallien (Tab. VII), qui peuvent être rencontrées en dehors des zones récifales. Bien que cette étude se limite aux pentes externes des récifs frangeants, il semble que la distinction entre peuplements récifaux et non récifaux soit atténuée par la petite surface, par la fragmentation et par l'état de dégradation (diminution du recouvrement corallien en faveur des peuplements algaux) des récifs de La Réunion (Tessier *et al*., 2008), qui favorisent le développement d'espèces opportunistes et ubiquistes au détriment d'espèces caractéristiques des récifs coralliens. L'observation sur les quatre secteurs récifaux de deux espèces reconnues comme inféodées aux petits fonds rocheux à faible recouvrement corallien (Fricke *et al*., 2009) tend à confirmer cette hypothèse. Enfin, le taux relativement faible d'espèces endémiques des îles Mascareignes mesuré par Fricke (1999) à La Réunion, en comparaison avec l'île Maurice, pourrait être dû à la jeunesse géologique de l'île. Il est supposé que certaines de ces espèces migrent ainsi de Maurice vers les côtes réunionnaises, situées à 170 km à l'Ouest (Fricke *et al*., 2009). Cette hypothèse est d'autant plus crédible que le Courant Équatorial Sud s'écoule d'Est en Ouest, c'est-à-dire de Maurice vers La Réunion (Piton et Taquet, 1992). Cette connectivité pourrait contribuer (1) à l'homogénéité des peuplements ichtyologiques échantillonnés sur les différentes îles de l'archipel (Fricke, 1999), (2) à l'établissement rapide de peuplements pionniers des nouvelles coulées de lave du Piton de la Fournaise localisé au Sud-Est de l'île et (3) au pourcentage relativement élevé d'espèces du Sud-Ouest de l'océan Indien recensé sur la côte Est de l'île.

Dans un contexte d'augmentation globale des pressions anthropiques exercées sur l'environnement marin, la présente étude fournit des résultats qui pourront servir de référence aux suivis spatio-temporels des assemblages de pois-

sons hors des récifs coralliens. La connaissance des patrons spatiaux adoptés par les peuplements ichtyologiques de l'île devrait également permettre d'adapter les politiques de gestion et d'aménagement du milieu naturel (e.g. avec des récifs artificiels) à la sensibilité et à la potentialité écologique des faciès caractérisés. Enfin, cette étude fournit un modèle systémique et déterministe de la distribution des peuplements ichtyologiques côtiers de l'île, qui privilégie une approche biogéographique, cohérente avec le projet d'évaluation comparative mené actuellement par les programmes marins de l'Unesco afin d'identifier des sites ayant une valeur universelle exceptionnelle dans l'océan Indien. Aussi, les secteurs Sud-Est de l'île, caractérisés par la présence d'un volcan en activité, aux coulées de lave se déversant fréquemment en mer, et par une proportion élevée d'espèces à distribution Sud-Ouest de l'océan Indien, présentent des caractéristiques susceptibles de correspondre aux critères recherchés.

Remerciements. – Les auteurs remercient l'Agence pour la recherche et la valorisation marines (ARVAM) pour leur avoir permis de collaborer aux études menées en différents secteurs de l'île. Les commentaires et suggestions des relecteurs anonymes ont permis l'amélioration de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES

ARIM M. & MARQUET P.A., 2004. - Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecol. Lett.,* 7: 557-564.

BARCELO A., 1996. - Analyse des mécanismes hydrologiques en domaine volcanique insulaire tropical à relief jeune. Apports à la connaissance du bilan hydrique. Massif du Piton de la Fournaise île de La Réunion. Thèse de Doctorat, 271 p. Univ. Montpellier II, France.

BELL J.D. & GALZIN R., 1984. - Influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.,* 15: 265-274.

BONNIER J. & PAYET V., 2012. - Chroniques de l'eau Réunion. N° 07, 23 juillet 2012. Rapp. OLE La Réunion, 13 p.

BOX G.E.P. & COX D.R., 1964. - An analysis of transformations. *J. R. Stat. Soc., Ser. B (Methodol.),* 26(2): 211-252.

CAPELLO M., SORIA M., COTEL P., DENEUBOURG J.L. & DAGORN L., 2011. - Quantifying the interplay between environmental and social effects on aggregated-fish dynamics. *PLoS ONE,* 6: e28109.

CHABANET P. & FAURE G., 1994. - Interrelations entre peuplements benthiques et ichtyologiques en milieu corallien. *C.R. Acad. Sci., Ser. 3, Sci. Vie* (Paris), 317: 1151-1157.

CHABANET P. & LETOURNEUR Y., 1995. - Spatial pattern of size distribution of four fish species on Réunion coral reef flats. *Hydrobiologia,* 300/301: 299-308.

CHABANET P., RALAMBONDRAINY H., AMANIEU M., FAURE G. & GALZIN R., 1997. - Exploring relationship between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs,* 16: 93-102.

CHABANET P., TESSIER E., DURVILLE P., MULOCHAU T. & RENÉ F., 2002. - Peuplement ichtyologique des bancs de Geyser et Zélée (océan Indien occidental). *Cybium,* 26(1): 11-27.

CHEVALLIER L. & VATIN-PERIGNON N., 1982. - Volcano-structural evolution of Piton des Neiges, Réunion Island, Indian Ocean. *Bull. Volcanol.,* 45: 285-298.

DAHL A.L., 1981. - Coral reef monitoring handbook. 21 p. Rapp. SPC Nouméa.

DEMPSTER T. & TAQUET M., 2004. - Fish aggregation device (FAD) research: gaps in current knowledge and future directions for ecological studies. *Rev. Fish Biol. Fish.,* 14: 21-42.

DE ROBERTIS A., CLIFFORD H.R., VELOZA A. & BRODEUR R.D., 2003. - Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.,* 60: 1517-1526.

DURVILLE P., BOSC P., GALZIN R. & CONAND C., 2002. - Colonisation d'un récif frangeant de l'île de La Réunion par les larves de poissons coralliens. *Oceanol. Acta,* 25: 23-30.

EFROYMSON M.A., 1960. - Multiple regression analysis. *In*: Mathematical Methods for Digital Computers (Ralston A. & Wilf H.S., eds), pp. 191-203. New York: John Wiley & Sons.

FLOETER S.R., KROHLING W., GASPARINI J.L., FERREIRA R.L.C. & ZALMON I.R., 2007. - Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environ. Biol. Fish.,* 78: 147-160.

FRICKE R. (ed.), 1999. - Fishes of the Mascarene Islands (Réunion, Mauritius, Rodriguez). 759 p. Königstein: Koeltz Scientific Books.

FRICKE R., MULOCHAU T., DURVILLE P., CHABANET P., TESSIER E. & LETOURNEUR Y., 2009. - Annotated checklist of the fish species (Pisces) of La Réunion, including a Red List of threatened and declining species. *Stuttgarter Beitr. Naturkd. A,* 2: 1-168.

GALARZA J.A., BOULAY R., CERDÁ X., DOUMS C., FEDERICI P., MAGALON H., MONNIN T. & RICO C., 2009. - Development of single sequence repeat markers for the ant *Aphaenogaster senilis* and cross-species amplification in *A. iberica*, *A. gibbosa*, *A. subterranea* and *Messor maroccanus*. *Conserv. Genet. Resour.,* 10: 519-521.

GRATWICKE B. & SPEIGHT M.R., 2005. - The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *J. Fish Biol.,* 66: 650-667.

GUILLAUME M., 1997. - Typologie des ZNIEFF-MER. Liste des paramètres et des biocénoses des côtes françaises des département d'outre mer. 25 p. Rapp. MNHN Paris.

HARMELIN-VIVIEN M., 1979. - Ichtyofaune des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar). Thèse de doctorat, 165 p. Univ. Aix-Marseille II, France.

HOBSON E.S., 1974. - Feeding relationships of teleostean fishes on coral reef in Kona, Hawaii. *Fish. Bull.,* 72: 915-1031.

HOLT R.D. & POLIS G.A., 1997. - A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.,* 149: 747-764.

HUTCHINSON G.E., 1957. - A Treatise on Limnology. Vol. I, Geography, Physics and Chemistry. 1018 p. London: John Wiley & Sons.

KASCHNER K., WATSON R., TRITES A.W. & PAULY D., 2006. - Mapping worldwide distributions of marine mammals using a Relative Environmental Suitability (RES) model. *Mar. Ecol. Prog. Ser.,* 316: 285-310.

KHALAF M.A. & KOCHZIUS M., 2002. - Community structure and biogeography of shore fishes in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Helgoland Mar. Res.,* 55: 252-284.

LABROSSE P., KULBICKI M. & FERRARIS J., 2002. - Underwater Visual Fish Census Surveys - Proper Use and Implementation. 51 p. Noumea: SPC.

LARA E.N. & GONZALEZ E.A., 1998. - The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *J. Fish Biol.,* 53: 209-221.

LEBLOND E., DEMANECHE S., BLOND S.L., MERRIEN C., BERTHOU P., DAURES F., PITEL-ROUDAUT M., RU L.L., LAJEUNESSE M., LAURENCE A. & EVANO H., 2010. - Système d'Information Halieutique (SIH) - Activité 2008 des navires de pêche du quartier maritime de Saint-Denis de La Réunion. 12 p. Doc. Sci. Ifrmer La Réunion.

LEGENDRE P. & LEGENDRE L., 1998. - Numerical ecology. 2nd edit., 853 p. Amsterdam: Elsevier Science.

LETOURNEUR Y., 1998. - Composition, structures et réseaux trophiques des peuplements de poissons de la côte au vent de l'île de La Réunion. *Cybium,* 22(1): 267-283.

LETOURNEUR Y. & CHABANET P., 1993. - Variations spatiotemporelles de l'ichtyofaune dans les récifs coralliens de Saint-Leu, île de La Réunion. *Cybium,* 18(1): 25-38.

LIESKE E. & MYERS R., 1997. - Coral Reef Fishes: Caribbean, Indian Ocean, and Pacific Ocean: Including the Red Sea. 400 p. Princeton: Princeton Univ. Press.

MACARTHUR R.H. & WILSON E.O., 1967. - The Theory of Island Biogeography. 224 p. Princeton: Princeton Univ. Press.

OKSANEN J., BLANCHET F.G., KINDT R., LEGENDRE P., MINCHIN P.R., O'HARA R.B., SIMPSON G.L., SOLYMOS P., STEVENS M.H.H. & WAGNER H., 2008. - Package 'vegan' - Community Ecology Package. *R News,* 8: 48-50.

OKUBO A., 1971. - Oceanic diffusion diagrams. *Deep-Sea Res.,* 18: 789-802.

PEARSON E.S., 1957. - Tests for rank correlation coefficients. I. *Biometrika,* 44: 470-481.

PIERSON W.J. & MOSKOWITZ L., 1964. - A proposed spectral form for fully developed wind sea based on the similarity theory of S.A. Kitaigorodskii. *J. Geophys. Res.,* 69: 5181-5190.

PITON B. & TAQUET M., 1992. - Océanographie physique des parages de l'île de La Réunion (Océan Indien) - Physical oceanography of the vicinity of the Réunion Island (Indian Ocean). 39 p. Doc. Sci. ORSTOM La Réunion.

POTIN G., 2009. - Distribution spatiale de poissons grégaires dans un réseau de structures artificielles : le cas de la baie de Saint-Paul à l'île de la Réunion. 195 p. Thèse de Doctorat, Univ. La Réunion.

R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2008. - R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical. Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org.

RAMADE F., 2003. - Éléments d'écologie, écologie fondamentale. 690 p. Paris: Dunod.

RYER C.H. & OLLA B.L., 1999. - Light-induced changes in the prey consumption and behavior of two juvenile planktivorous fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.,* 181: 41-51.

SALE P.F., 1993. - The Ecology of Fishes on Coral Reefs. 754 p. San Diego: Academic Press.

SHAPIRO S.S. & WILK M.B., 1965. - An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika,* 52: 591-611.

STAUDACHER T., 2009. - Bulletin de l'observatoire volcanologique du Piton de la Fournaise. 16 p. Rapp. OVPF La Réunion.

STEENHOUDT M., GOURGAND B., DAESSLE M. & LEGROS A., 1986. - Atlas hydrogéologique de la Réunion. 24 p. Doc. Sci. Conseil général La Réunion.

STUDENT, 1908. - The probable error of a mean. *Biometrika,* 6: 1-25.

TER BRAAK C.J.F., 1986. - Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology,* 69: 69-77.

TESSIER E., CHABANET P., POTHIN K., SORIA M. & LASSERRE G., 2005. - Visual censuses of tropical fish aggregations on artificial reefs: slate versus video recording techniques. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.,* 315: 17-30.

TESSIER E., BIGOT L., CADET C., CAUVIN B., CHABANET P., CONAND C., NICET J.B. & QUOD J.P., 2008. - Coral reefs of Réunion Island in 2007: status report and monitoring network. *Rev. Ecol.-Terre Vie,* 63: 85-102.

TOLMAN H.L. & CHALIKOV D., 1996. - Source terms in a third-generation wind-wave model. *J. Phys. Oceanogr.,* 26: 2497-2518.

TRAVERS M.J., POTTER I.C., CLARKE K.R., NEWMAN S.J. & HUTCHINS J.B., 2010. - The inshore fish faunas over soft substrates and reefs on the tropical west coast of Australia differ and change with latitude and bioregion. *J. Biogeogr.,* 37: 148-169.

TURQUET J., CAMBERT H. & DAVY R., 2012. - Réseau hydrologique du littoral réunionnais, campagnes 2011-2012. 10 p . Doc. Sci. DEAL La Réunion.

VENABLES W.N. & RIPLEY B.D., 2002. - Modern Applied Statistics with S. 495 p. New York: Springer-Verlag.